

Л. А. Животовская

ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ РАЗВИТИИ ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ *

Головоногие моллюски, вероятно, были самыми древними плавающими среди Metazoa (Dopovan, 1964). Поскольку развитие локомоторной функции связано у них с приспособлением к активному хищничеству, начавшемуся еще у примитивных форм, рассмотрение вопроса об эволюции локомоторного аппарата важно для понимания филогенеза головоногих.

Локомоция гидробионтов в толще воды возможна при наличии механизма нейтральной плавучести, способного поднять животное над дном, и движителя, создающего пропульсивную силу. Так как у *Ectosochlia* в поддержании нейтральной плавучести принимает участие раковина, механизм этого процесса достаточно хорошо изучен благодаря наличию большого количества раковин и их отпечатков в геологических осадках. Однако эволюция механизма нейтральной плавучести обычно рассматривается в отрыве от развития локомоторного аппарата, главным образом, в связи с недостатком сведений о структуре мягких тканей, не сохранившихся в ископаемом состоянии.

В настоящей работе предпринята попытка проследить филогенез головоногих исходя из развития комплекса приспособлений к плаванию на основании результатов гистологического исследования движителя.

Существует мнение (Федотов, 1966), что все моллюски берут начало от ползавшего вторичнополостного предка, у которого из вентральной части кожно-мускульного мешка начала формироваться нога. На дорсальной стороне тела, в качестве органа пассивной защиты, из складки покровов образовалась мантия, а далее ее производное — раковина. Еще до формирования типичной ноги наметилась дивергентная эволюция, в процессе которой у части моллюсков продолжалось развитие приспособлений к медленному движению, что привело к возникновению брюхоногих, двустворчатых, лопатоногих, а часть ответвилась от родоначального дерева и стала приспосабливаться к активному образу жизни. Видимо, на этом этапе и возникли предки головоногих — ксеноконхии (Старобогатов, 1974), начавшие осваивать пелагиаль благодаря структурным перестройкам раковины и возникновению, в связи с этим, механизма нейтральной плавучести. Плавание стало возможным в результате появления движителя, сформировавшегося у древних головоногих из ноги и представлявшего собой двухлопастную воронку, обеспечивающую реактивное движение (Morton, 1958).

Каким образом из ноги червеобразного предка возникла воронка, неясно, известно только, что у современных головоногих она образуется из части зародыша, гомологичной зачатку ноги остальных моллюсков. В онтогенезе нет следов того, что головоногие когда-либо имели ползательную ногу (Федотов, 1966), что подтверждает их раннее ответвление от филогенетического дерева.

Вороночный движитель не мог обеспечивать высоких скоростей плавания. Этому препятствовали также несовершенные гидродинамические параметры наружной раковины, а недостаточная прочность ее стенок не позволяла осваивать глубины океана. Медленно работающий механизм нейтральной плавучести не способствовал маневренности примитивных головоногих. В процессе дальнейшей эволюции раковина многократно подвергалась изменениям, в соответствии с чем возникали многочисленные формы наружнораковинных головоногих с усовершенствованным механизмом нейтральной плавучести и гидродинамикой, часть которых достигла значительного расцвета и характеризовалась высокой подвижностью и способностью проникать в глубины (Morton, 1958; Несис, 1978).

* Статья представлена к публикации жюри 19-й конференции молодых специалистов Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (апрель 1985 г.).

Появление в среднем девоне хрящевых, а в триасе костистых рыб резко ужесточило условия эволюционного развития наружнораковинных головоногих. Рыбы быстро освоили нишу нектобентоса и начали завоевывать адаптивную зону нектона. Несмотря на то, что наружнораковинные головоногие процветали еще длительное время до конца мела, коэволюция с рыбами обрекла их на вымирание (Несис, 1978). Все *Ectocochlia* с их внутренней организацией оказались нежизненными. Из многочисленного и разнообразного мира наружнораковинных остался один исчезающий род *Nautilus*. Основной причиной их вымирания, видимо, следует считать наличие наружного скелета, ограничивающего развитие гидрореактивного движителя.

Выход на эволюционную арену хрящевых рыб явился стимулом к возникновению первых внутреннераковинных головоногих — белемнитов. Одной из прогрессивных черт их организации было превращение наружной раковины во внутреннюю путем обрастания ее мантией. Последующая редукция раковины, сопровождавшаяся ее облегчением, позволила улучшить маневренные и скоростные качества, а это дало большие преимущества белемнитам по сравнению с современными им аммоноидеями и наутилоидеями (Morton, 1958; Donovan, 1977). Освободившись от наружной раковины, мантия эволюировала из складки покровов в локомоторный орган. Совместно с воронкой она образовала мантийно-вороночный комплекс, работа которого значительно более эффективна по сравнению с вороночным движителем. Судя по низкой организации центральной нервной системы у нынешних *Nautiloidea* (Шиманский, 1962), ее эволюция происходила в основном у белемнитов, находясь в прямой зависимости от развития локомоторного аппарата.

Дальнейшая эволюция движителя *Cephalopoda*, стимулируемая расширением костистых рыб, сопровождалась отказом от пассивного механизма нейтральной плавучести (Donovan, 1977). Это открыло возможность для полной или частичной редукции внутреннего скелета и привело к образованию современных головоногих, часть которых является активными животными, конкурирующими с быстроплавающими рыбами.

Ввиду того, что головоногие эволюировали как активные хищники, нектогенез является для них прогрессивным путем эволюционного развития, которое продолжается и теперь, судя по небольшому количеству крупных таксонов нектонных кальмаров. Гидрореактивный движитель головоногих, обеспечивающий высокую скорость, представлен мантийно-вороночным комплексом. Внутри мускулистой мантии находится полость, в которую быстро набирается вода через широкую мантийную щель, расположенную вокруг головы. В конце фазы заполнения в результате сжатия мантийной полости вода выталкивается через воронку, регулируемый диаметр которой определяет скорость истечения реактивной струи, а поворот воронки изменяет направление движения.

Подробное гистологическое исследование мантийно-вороночного комплекса дало возможность представить его строение и функцию в целом (Коваль, Животовская, 1984), а сравнительно-экологический анализ 17 видов, далеких в систематическом отношении, позволил установить общие черты строения движителя и выявить особенности, связанные с возникновением нектонной жизненной формы головоногих.

Мантия современных внутреннераковинных подвижных форм представляет собой мощное мышечное образование, на долю которого у наиболее эволюционно продвинутых видов приходится более половины общей массы тела. Эта величина вполне соизмерима с массой локомоторной мускулатуры быстроплавающих рыб. У моллюсков, относящихся к другим классам, мантия, не принимая участия в локомоции, остается складкой покровов, выстилающих раковину.

Устроенная подобно кожно-мускульному мешку червей, мантия головоногих резко отличается от него тем, что редуцированный целом, находящийся в ее полости, не выполняет функцию гидростатического ске-

лета. В связи с этим типичная для кожно-мышечного мешка мускулатура, состоящая у червей из продольных и кольцевых слоев, не могла обеспечить работу гидрореактивного движителя *Endocochlia*. У них формируется весьма своеобразная мышечная система, состоящая у современных головоногих из кольцевой мускулатуры (составляющей у эвнелонных видов около 95 % общей массы мантии) и радиальной, расположенной в виде регулярных септ. Нам не известно существование радиальной мускулатуры у других представителей беспозвоночных. Хотя в литературе такой термин встречается, относится он к мускулатуре, функционально являющейся продольной. Дорсо-вентральные мышцы некоторых червей лишь отдаленно напоминают радиальную мускулатуру головоногих. Появление радиальной мускулатуры в стенке мантии внутреннераковинных моллюсков, видимо, следует считать ароморфозом в эволюции *Cephalopoda*. Радиальные мышечные септы были обнаружены у всех изучавшихся нами видов головоногих вне зависимости от их экологии.

В создании движущей силы гидрореактивным движителем головоногих непосредственное участие принимает кольцевая мускулатура, сокращение которой обеспечивает сжатие мантийной полости и выталкивание воды. Расширение полости и всасывание воды осуществляет радиальная мускулатура. Ее функция становится возможной, во-первых, благодаря пространственному положению радиальных септ, а во-вторых, благодаря наличию в стенке мантии сложной системы соединительно-тканых элементов, образующих своего рода полужесткий каркас. Многослойные наружная и внутренняя туники и связывающие их интрамускулярные волокна коллагеновой природы препятствуют увеличению длины мантии. Поскольку мускулатура несжимаема и сохраняет неизменный объем при постоянной длине мантии сокращение радиальной мускулатуры, вызывая сближение туник, приводит к удлинению волокон кольцевой мускулатуры. Таким образом, в мантии формируется система мышц-антагонистов, обеспечивающих как активное сжатие, так и расширение мантийной полости. Мускулатура головоногих моллюсков, образованная гладкомышечными клетками, характеризуется большим периодом расслабления, поэтому необходимость в механизме активного расширения мантии становится еще более очевидной. Эффективность работы гидрореактивного движителя определяется не только степенью развития локомоторной мускулатуры, но и высокой частотой его работы (до 5 Гц), что достигается многими факторами, среди которых рассматриваемый выше механизм расширения играет немаловажную роль.

Описанная нами опорно-двигательная система мантии характерна и для *Sepiida*, форм наиболее близко стоящих к внутреннераковинным предкам, о чем свидетельствует наличие сепиона. По-видимому, уже у белемнитов мантия имела сходное строение, что и позволило *Endocochlia* выдержать конкуренцию с рыбами и радировать по различным экологическим нишам Мирового океана, хотя рыбы обладали осевым скелетом и дифференцированной поперечно-полосатой локомоторной мускулатурой.

Экологическая эволюция внутреннераковинных головоногих, приведшая к образованию различных жизненных форм (и среди них — нектонной), не сопровождалась существенными морфологическими изменениями мантии. В основном имеют место количественные изменения степени развития локомоторной мускулатуры и процентного соотношения кольцевых и радиальных волокон, а также развития специализированных мышц.

У *Ostropoda*, в отличие от *Decapoda*, благодаря редукции внутреннего скелета, мантия может изменять не только свой диаметр, но и укорачиваться. В ней обнаружена продольная мускулатура, которая функционально является синергистом кольцевой и, сокращаясь, способствует выталкиванию воды из мантийной полости. Она залегает двумя слоями

под наружной и внутренней туниками. Такую особенность строения мантии осьминогов можно объяснить их экологией. Наиболее приспособленными к данному образу жизни оказались те особи, у которых внутренний скелет был максимально редуцирован и, так как он более не препятствовал укорочению мантии, возникла продольная мускулатура. Нам также представляется убедительным предположение Я. И. Старобогатова (1983) о раннем ответвлении осьминогов от родословного дерева, в результате чего *Ostropoda* и *Descapoda* развивались независимо, с чем можно связать различия в строении их локомоторного аппарата. Продольная мускулатура, обнаруженная нами у *Ostropoda*, имеется и у *Descapoda* (и возможно, была у их общего предка), но характеризуется иными топографией и степенью развития.

Параллельно с развитием мантии происходит эволюция воронки, которая из органа, создающего пропульсивную силу, превращается в структуру, обеспечивающую регуляцию реакции выбрасываемой струи и коррекцию направления движения. Двухлопастная воронка, подобная таковой у *Nautilus*, срастается и превращается в коническую трубку, способную изменить свой диаметр и пространственное положение. Она образована сложной системой кольцевых, радиальных и залегающих пучками продольных мышц. Различия в строении воронки у видов, отличающихся экологией, незначительны.

Подводя итог, следует сказать, что локомоция головоногих в водной среде стала возможной благодаря появлению наряду с пассивным механизмом плавучести двухлопастной воронки, эффективность которой была невысокой. Вымирание наружнораковинных форм объясняется наличием раковины, препятствовавшей развитию движителя и маневренности, что не позволяло выдерживать конкуренции с рыбами. Возникновение мантийно-вороночного комплекса, связанное с отказом от внешней раковины в процессе коэволюции с рыбами, привело к существенному увеличению скоростей и улучшению маневренных качеств головоногих. Для работы гидрореактивного движителя внутреннераковинных как функциональной системы, обеспечивающей локомоцию, необходимо было появление мышц-антагонистов и опорного аппарата, представленного сложно организованной системой соединительнотканых образований. Достижение высокой скорости плавания, наряду с оптимизацией ряда показателей внешнего строения тела, способствует возрастанию массы кольцевой мускулатуры мантии, работа которой определяет силу тяги.

- Коваль А. П., Животовская Л. А. Строение сократительного аппарата мантии нектонных кальмаров.— Бионика, 1984, вып. 18, с. 62—65.
- Несис К. Н. Эволюционная история нектона.— Журн. общ. биологии, 1978, 39, № 1, с. 53—65.
- Старобогатов Я. И. Ксеноконхии и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков.— Палеонтол. журн., 1974, № 1, с. 3—17.
- Старобогатов Я. И. Филогения головоногих моллюсков.— В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л., 1983, с. 8—12.
- Федотов М. Д. Эволюция и филогения беспозвоночных животных.— М.: Наука, 1966.— 403 с.
- Шиманский В. Н. Общая характеристика головоногих.— В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски. Головоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1962, ч. 1, с. 15—29.
- Dopovan D. T. Cephalopod phylogeny and classification.— *Bid. Rev.*, 1964, 39, p. 287—295.
- Dopovan D. T. Evolution of the Dibranchiate Cefalopoda.— *Symp. Zool. Soc. London*, 1977, N 38, p. 15—48.
- Morton G. E. Mollusks.— London: Hutchinson Univ. Libr., 1958.— 232 p.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 17.04.85